Adansonia, ser. 2, 10 (3) 1970.

# RÉFLEXIONS SUR L'ÉCOLOGIE, LA MORPHOGÉNÉSE ET L'ÉVOLUTION, FONDÉES SUR LA CULTURE D'*ARISTIDA RHINIOCHLOA*, GRAMINÉE TROPICALE AFRICAINE

par Pierre Bourreil[1]

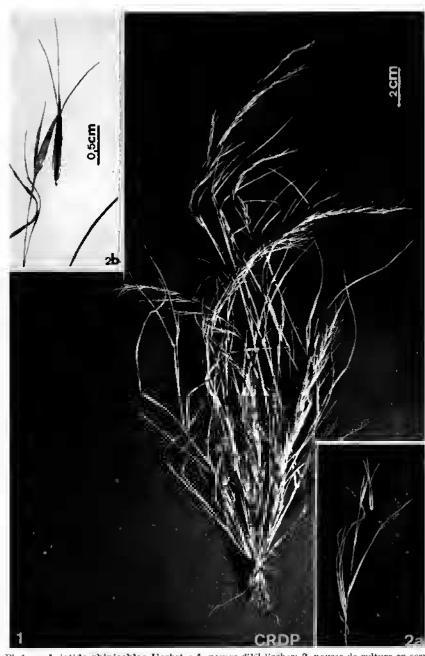
Résumé : Des travaux de culture réalisés sur le sippe *Aristida rhiniochloa* Hoschst., ont montré que certaines graminées à axe 1-flore proviennent d'ancêtres à panicule multiflore. D'autres expériences effectuées au sein d'une écologie inhabituelle ont libéré une expression nouvelle du génotype de la même espèce interprétée comme une dérive génotypique qui s'extériorise sous la forme d'une réduction des subules d'arête. Ces faits suggèrent à l'auteur que diverses modifications réitérées de l'environnement peuvent amorcer le déclanchement de mécanismes dont l'itération provoque certaines orthogénèses; elles contribuent, à ce titre, à la marche de l'évolution.

Summary : Some attempts at cultivating the species *Aristida rhiniochloa* Hoscht. have shown that grasses with one-flowered axis are generated by ancestors with many-flowered panicles. Other experiences realized in an unusual ecology have shown a new genotypic expression of the same species which may be interpreted as a genotypic drift revealed through a reduction of the subules of the awn. These facts suggest that various changes in the environment incite some mechanisms the repetition of which may cause some orthogeneses and which, from that point of view, may be considered as a factor of evolution.

*
* *

Depuis quelques mois, nous projetions de comparer certains résultats expérimentaux obtenus sur *Aristida rhiniochloa* à des structures réalisées chez *Aciachne pulvinata*, Graminée des Hautes Andes. Nous pensions aussi montrer l'influence du milieu sur la variation des subules de la lemme de l'espèce africaine. Nous devons l'inspiration profonde de l'interprétation de cette seconde partie à une conférence[2] du Professeur R. Nozeran au cours de laquelle il montra que *le génotype des plantes extériorise dans certaines conditions une expression inhabituelle.* Nous avons dans les pages qui suivent, transposé ce concept sur la ligne de l'évolution.

1. Résultats scientifiques expérimentaux obtenus à la suite des explorations suivantes : — Mission 1964 de H. Gillet en Ennedi (Nord-Tchad). — Mission des IX-X-1967 de P. Quézel, P. Bourreil, Y. Reyre et H. Sarre au Darfur et au Djebel Gourgeil (République du Soudan) dans le cadre des activités de la R.C.P. 45, sous l'égide du C.N.R.S.
2. Conférence du 3 décembre 1969 à la Faculté des Sciences de Saint-Jérôme.




Pl. 1. — **Aristida rhiniochloa** Hochst. : **1**, pousse d'El Fasher; **2**, pousse de culture en serre issue d'une diaspore du plant précédent : **2a**, vue d'ensemble montrant l'axe 1-flore; **2b**, observation de détail de l'apex de la plante.

## PREMIÈRE SÉRIE DE RECHERCHES. RÉDUCTION DE L'INFLORESCENCE

### ÉTUDE EXPÉRIMENTALE.

Au cours de deux expériences de culture réalisées au jardin botanique de la Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, nous avons observé sur des plants d'*Aristida rhiniochloa* une réduction de l'inflorescence (panicule multiflore) à un épillet uniflore (état préfloral (**37**)). Cette transformation a été obtenue dans les conditions suivantes :

— De nombreuses diaspores de la lignée de l'Ennedi semées en été dans une terrine de 5 cm de haut garnie de sable de la plage de Carnon sont placées dans une étuve Jouan et copieusement arrosées par intermittence. Dès que leur première feuille laminée a atteint une dimension intermédiaire entre 2 et 4 cm, cette terrine est déplacée, dans l'enceinte du jardin botanique, à ciel ouvert et à la surface du sol. Immédiatement exposées au mistral, les plantules se dessèchent les unes après les autres dans un intervalle de quelques jours. Sur les 25 pousses ainsi transférées de l'étuve à l'air libre, une seule subsistera et émettra quelques feuilles avant d'extérioriser une panicule 2-flore (Pl. 3, fig. 5).

— D'autres diaspores de la lignée de l'Ennedi ou en provenance d'El Fasher et d'El Obeid semées en pot dans du sable de Carnon ayant germé, en décembre, à l'étuve, sont transférées dans la serre en béton à compartiment plus sec — sans humidificateur — où une température constante de 20 °C est maintenue et où la luminosité est assez faible (4 et 9). Au bout de 45 jours, les panicules apparaissent et on peut observer différents termes de transition entre la panicule multiflore et l'axe uniflore[1] (Pl. 1, fig. 2*a* et 2*b*).

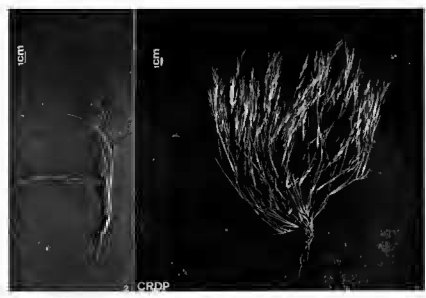
### INTERPRÉTATION.

La réduction extrême d'une panicule multiflore à un épillet uniflore obtenue par modification expérimentale du milieu est très significative. En effet, la plupart des échantillons inventoriés dans cette note ont des axes paniculaires à 30-40 épillets 1-flores[2]. Des panicules pauciflores ont été observées sur des spécimens récoltés dans des aires à précipitations moyennes annuelles inférieures à celles de l'optimum bioclimatique[3].

1. Matériel de la lignée d'El Obeid : une pousse à axe 1-flore; autres pousses à panicules à 2 ou 4 épillets 1-flores. Lignée d'El Fasher, un plant à axe 1-flore; un plant à 2 axes paniculaires à 1 ou 2 fleurs. — Lignée de l'Ennedi, un exemplaire à axe 1-flore, deux exemplaires à panicule appauvrie (2 à 3 fleurs).

2. De plus, les pousses peuvent être composées d'une douzaine d'axes paniculaires.

3. *a*) Aire à précipitations moyennes annuelles suivantes : 150 < Pm < 200 mm (conception de LEBON, in QUEZEL (42)) ou 200 mm < Pm < 300 mm (conception de RAMSAY, in QUEZEL). Spécimens du groupement à *Acacia mellifero*, *Mundulea sericea*, *Dichrostachys glomerata* (2 pousses à une seule panicule à 9-16 épillets 1-flores, en provenance de Taringei rock). Spécimen du groupement à *Acacia mellifera*, *Oropetium thomaeum*, *Chaetostichium majusculum* (1 pousse à une seule panicule à 11 épillets 1-flores).

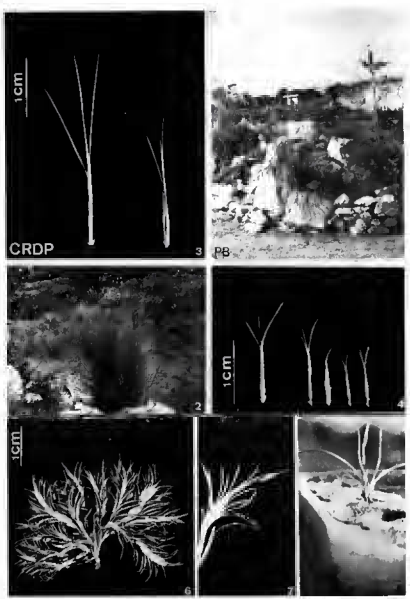



Pl. 2. — **Aristida brevisubulata** Maire : **1**, plant de l'Ennedi; **2**, pousse de culture à 2 axes paniculaires uniflores.

Ainsi, des conditions écologiques défavorables telles que pénurie de précipitations (conditions naturelles), chocs thermiques et changements microclimatiques brusques (conditions expérimentales) agissent sur la plastique de l'espèce, réduisent sa taille et simplifient sa panicule au point que dans le cas extrême il ne reste qu'un axe à épillet uniflore. En raison du peu de matériel à notre disposition, il n'a pas été — pour l'instant — possible de vérifier si une telle structure correspond à un simple accommodat ou est héréditaire. Quoi qu'il en soit, ces recherches expérimentales peuvent être comparées à des structures florales existant chez certaines graminées sud-américaines. J. R. Reeder et Ch. Reeder ont, en 1968, étudié (**43**) deux genres monospécifiques de la tribu des *Stipeæ: Aciachne pulvinata* et *Parodiella erectifolia* des Hautes Andes du Vénézuela, de la Colombie et du Pérou. Ces deux sippes endémiques semblent, comme l'indiquent ces auteurs, étroitement affines. Nous pensons qu'ils dérivent d'un tronc ancestral commun (similitude de l'embryon, nombre chromosomique identique, $2n = 22$; configuration semblable des lodicules)[1].

*b*) Aire à précipitations moyennes annuelles comprises entre 300 et 400 mm. Spécimen des pelouses dérivées à *Terminalia brownii, Albizzia sericocephala, Aristida rhiniochloa* et *Diectomis fastigiata* (**1** pousse à une seule panicule à 6 épillets 1-flores en provenance des rocailles du Djebel Bolgni; en 1967, année de récolte de cet échantillon, les précipitations ont été inférieures à 300 mm. Koutoum à une quarantaine de kilomètres de ce site n'a reçu, de juin au 11 septembre, que 219 mm).

1. Une seule différence ayant trait à la vascularisation peut être mentionnée : lodicules adnées à 1 vaisseau de protoxylème (structure régressée d'*Aciachne*) ou sans vaisseau (structure surévoluée de *Parodiella* par disparition du dernier élément de xylème homologue de celui de l'autre espèce).




Pl. 3. — **Aristida rhiniochloa** Hochst ; **1**, aspect des cultures sur la rocaille du jardin botanique : au premier plan, lignée d'El Fasher; à l'arrière-plan, lignée de l'Ennedi (pousses G2jb.); **2**, gros plan sur les pousses d'El Fasher; **3** et **4**, série régressive des subules; **3**, diaspores à dimensions subulaires extrêmes du plant Ennedéen; **4**, diaspores d'un plant G2jb. homologues des précédentes; **5**, pousse naine à axe 2-flore, issue de la lignée Ennedéenne, dont les plantules ont été traumatisées à l'étuve et en plein mistral; **6** et **7**, **Aclachna pulvinata** Benth.; **6**, aspect général; **7**, détail d'un axe à épillet 1-flore.

Comme nous croyons l'avoir démontré (**9**) pour les Aristides (genres *Stipagrostis* et *Aristida*), la forme des cellules siliceuses des limbes de ces deux espèces, quoique différente, n'est pas incompatible avec une ascendance phylogénique commune. La caractéristique la plus remarquable de ces graminées a un rapport étroit avec les structures d'inflorescences décrites. Chez *Parodiella*, la panicule est constituée de 10-20 (parfois davantage) épillets 1-flores. Chez *Aciachne*, l'appareil reproducteur comprend un axe à 1-2 (rarement 3) épillets 1-flores (Pl. 3, fig. 6-7). Or, nous avons démontré qu'une inflorescence réduite à un épillet dérivait d'un axe paniculaire multiflore. Nous en déduisons que les plants d'*Aciachne pulvinata* portaient dans un passé lointain, au sein d'une contexture écologique probablement différente, des axes paniculaires multiflores. A notre avis, les représentants fossiles du tronc ancestral étaient — en outre — dotés à une étape de la phylogénèse de ce microphyllum, de glumes et de lemmes penta-nervurées[1].

## DEUXIÈME SÉRIE DE RECHERCHES. RÉGRESSION DES SUBULES D'ARÊTE

### PRINCIPE D'EXPÉRIMENTATION

Si, précédemment, nous n'avons rien changé au biocycle des plants d'*Aristida rhiniochloa* qui se comportaient en thérophytes, dans une autre expérience, nous nous sommes appliqué (**4**) à prolonger la durée de l'existence du premier plant introduit au jardin botanique de Marseille, en le plaçant dans une contexture écologique différente de celle de son milieu d'origine (suppression de la longue période de sécheresse tropicale; ambiance en serre égale ou supérieure à 20° durant l'hiver méditerranéen; arrosage au liquide de Sachs).

### RÉSULTATS

Tandis qu'en Afrique tropicale, le biocycle d'*Aristida rhiniochloa* s'étale durant un laps de temps variant de deux à sept mois selon la latitude et correspond *grosso modo* à l'époque de la saison des pluies, le plant de la serre du jardin botanique a vécu dix-neuf mois et fleuri quatre fois (6e, 11e, 16e, 18e mois). Il s'est desséché alors que, tuteuré, il atteignait la taille de 2,70 m (Pl. 4)[2]. L'un des rejets latéraux de 2,15 m émis avant le 12e mois avait la structure suivante : axe de premier ordre de 1,25 m, 9-nodé, prolongé par une panicule de 40 cm (1re floraison); à l'aisselle de la base des gaines des septième et huitième nœuds, deux ramifications de deuxième ordre tétranodées et à panicules terminales atteignant respectivement 70 à 90 cm (2e floraison), l'inférieure émettant latéra-

1. Ce chiffre correspond au nombre le plus élevé de nervures des pièces correspondantes de l'une et l'autre espèce actuelle.
2. Ce document sera publié dans la revue : Ann. Fac. Sc. Marseille **44** (1971).

lement au niveau du deuxième nœud une ramification tertiaire fructifère 1-nodée, la supérieure supportant au niveau des nœuds d'ordre 1, 2, 3 — à partir de la base — des rameaux tertiaires dont les deux derniers

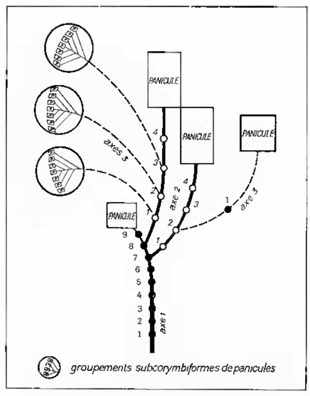



Fig. 1. — Schéma d'un rejet latéral d'**Aristida rhiniochloa**.

caractérisés par l'épanouissement de 6 à 7 panicules terminales 1-nodées, subcorymbiformes dont les points d'insertion s'échelonnent sur une distance de 1 cm au plus. En somme, on peut dénombrer sur la verticale théorique limitée par les extrémités de ce rejet, 13 nœuds caulinaires.

## INTERPRÉTATION

### Étude de la variation des subules d'arête.

Comparant le matériel aborigène africain aux plants d'*Aristida rhiniochloa* introduits au jardin botanique de St-Jérôme, nous avons pensé que, dans l'optique de ce travail, l'étude de l'arête à trois subules présentait le plus d'intérêt. Nos observations ont porté sur des spécimens

récoltés dans différents biotopes africains[1] et sur les échantillons de culture à Marseille dont ceux qui proviennent de l'Ennedi correspondent à la nomenclature suivante : pousse géante G1 tuteurée en serre (diaspores de 2e floraison : *2 fl. G1s*; diaspores de 3e floraison : *3 fl. G1s*); pousse G2s. cultivée en serre, issue de diaspores *2 fl. G1s*; pousse G2jb cultivée au jardin botanique issue de diaspores *3 fl. G1s.*

*Moyenne arithmétique et intervalle de confiance* $\overline{X} \pm 3$ Sm.

L'analyse du tableau 1 montre que les intervalles de confiance de la moyenne arithmétique des subules médiane et latérale des diaspores *3 fl. G1s* nées en serre sur la pousse géante G1 et celles des plants *G2jb* qui en dérivent s'écartent très sensiblement des valeurs correspondantes des spécimens aborigènes et de culture. L'étude des classes modales confirme ces résultats et montre que cette nouvelle amplitude des valeurs du critère biométrique s'est transmise d'une génération à l'autre[2].

*Polygones de fréquence* (graph. 1 et 2).

Notre étude critique portera sur les subules latérales d'arêtes deux fois plus nombreuses que la médiane sur une diaspore.

Les principaux ouvrages fondamentaux traitant de la systématique de l'espèce mentionnent une variation des subules[3] restreinte aux intervalles 20-25 mm (**28**) ou 18-30 mm (**47**).

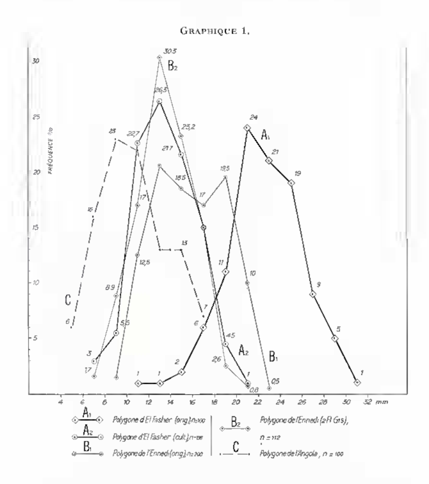
Les dimensions subulaires que nous avons retenues lorsque l'espèce végète au sein d'une contexture écologique optimale sont celles de l'échantillon d'El Fasher (terrain d'aviation horizontal; Aristidée placée dans une très légère dépression à peine perceptible assurant une certaine immobilité de la nappe d'eau de pluie). Leur polygone de fréquence — A1 — comparé au polygone — A2 — des subules d'un des descendants du jardin botanique reflète assez fidèlement la plasticité maximale de ces pièces florales (graph. 1).

En Ennedi, *Aristida rhiniochloa* confinée en limite d'aire septentrionale, porte des subules plus courtes que le plant d'El Fasher [(**12**) et nouvelles mesures]. Aussi, son polygone de fréquence — B1 — se situe entre les polygones — A1 — et — A2 — des diaspores des plants de la lignée d'El Fasher (graph. 1). Corrélativement, le diagramme — B2 — de l'échantillonnage 2 fl. G1s. se superpose presque — comme on pouvait s'y attendre —[4] à la ligne brisée de variabilité de — A2 —.

1. Les résultats seront exprimés dans un tableau qui paraîtra dans les Ann. Fac. Sc. Marseille **44** (1971).
2. Par contre, la taille des plants *G2jb.* qui se sont comportés, à ciel ouvert, en thérophytes, n'a pas varié.
3. Henrard et De Winter signalent toutefois que les subules atteignent rarement 40 mm.
4. Quoique l'expérience ait été réalisée ici en serre, alors que le matériel d'El Fasher a été semé en plein air, nous pensons que le test est concluant. En effet, nous avons précédemment signalé (**7**), que, pour le critère des glumes, on observait chez *Aristida meccana* moins de différences entre les spécimens semés en serre et en plein air qu'entre les échantillons d'Afrique comparés à ceux du jardin botanique.

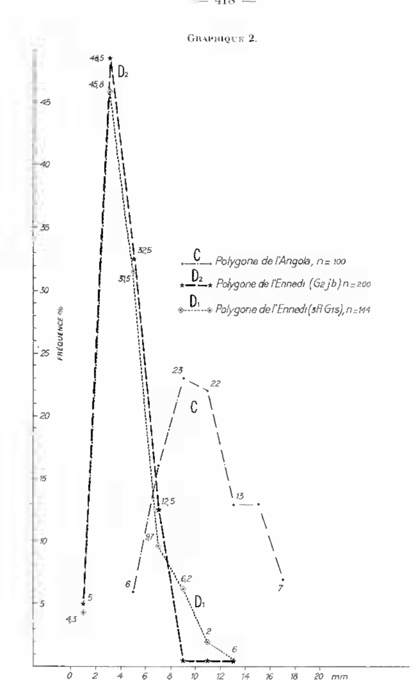
Nous pensons que le diagramme des diaspores de l'Angola — C — ayant 94 % des fréquences dans certains intervalles de classe de — A2 — procède d'une variation extrême mais normale des subules d'arête. Par contre, les polygones — D1 — et — D2 — de *3 fl. G1s.* et *G2jb.* (graph. 2)

Graphique 1.




ayant 91,2 à 98,5 % des fréquences en dehors des intervalles de classe de — A2 —, 50 à 53,5 % des fréquences en dehors de ceux du polygone — C — ont une signification d'hétérogénéité en regard du génotype *longueur des subules d'arête.* Ce génotype d'espèce rassemble, en effet, les différents phénotypes des populations de diaspores envisagées dans notre travail et dont la plupart des polygones de fréquence s'inscriraient — s'ils étaient tracés — sur des ordonnées passant par les points médians des intervalles de classe de — A2 — ou seraient décalés vers les abscisses supérieures.

GRAPHIQUE 2.



48,5
D2
45,8
45
40
35
32,5
31,5
30
FRÉQUENCE %
25
23
22
C
20
15
13
12,5
10
9,7
6,2
6
D1
5
4,3
2
6
7
0
2
4
6
8
10
12
14
16
18
20 mm
C Polygone de l'Angola, n = 100
D2 Polygone de l'Ennedi (G2 j b) n = 200
D1 Polygone de l'Ennedi (sR G1s), n = 144

*Test d'homogénéité des moyennes arithmétiques.*

L'hétérogénéité du génotype *longueur des subules d'arête* explicitée par les polygones — D1 — et — D2 — comparés aux précédents peut aussi être appréciée par le test d'homogénéité de la moyenne arithmétique des fréquences (tableau 2). Les valeurs de *t* respectives aux échantillonnages [1] et [4] d'une part, [1] et [5] d'autre part, diffèrent grandement de celles de l'échantillonnage [1] comparé à [2] ou [1] comparé à [3].

TABLEAU 2. — TEST D'HOMOGÉNÉITÉ $t = \frac{m1\text{-}m2}{Sd}$ DE LA LONGUEUR DES SUBULES D'ARÊTE DE QUELQUES SPÉCIMENS D'*Aristida rhiniochloa* DE LA LIGNÉE DE L'ENNEDI

| Références du matériel comparé | Subule médiane | Subules latérales |
|---|---|---|
| Ennedi origine [1] et $G_1$, 2e floraison, serre [2] | t = 2,79 | t = 3,70 |
| Ennedi origine [1] et $G_2$, serre [3] . . . . | t = 2,47 | t = 3,52 |
| Ennedi origine [1] et $G_1$, 3e floraison, serre [4] | t = 48,85 | t = 103,78 |
| Ennedi origine [1] et $G_2$, jardin botanique [5]. | t = 60,53 | t = 126,25 |

*Formules explicatives* $(Sd)^2 = S^2m1 + S^2m2$. Variance standard de m1 : $S^2m1 = \frac{(X\text{-}n1)^2}{n1\,(n1\text{-}1)}$

Les indices 1 et 2 se rapportent le premier à l'échantillon de gauche, le second à l'échantillon de droite. m1 et m2 sont les valeurs des moyennes arithmétiques des échantillons. X = valeur du point médian de chaque intervalle de classe; n1 et n2 représentent le nombre de subules mesurées par échantillon.

*Commentaires.* Les valeurs de t supérieures à 2,6 indiquent avec 99 % de sécurité que les différences des moyennes ne sont pas dues au simple hasard et sont significatives.

On peut se faire une idée précise des valeurs de *t* imputables à la plasticité[1] ou de celles qui ont une autre signification (tableau 3) en comparant l'échantillonnage d'El Fasher (optimum écologique indirect) à celui de la même lignée en culture[2] et à ceux de la série de l'Ennedi. Il s'ensuit que les valeurs correspondant aux mesures statistiques de *3 fl. G1s.* et de *G2jb.* rapportés au plant d'El Fasher sont nettement supérieures aux valeurs des différents prélèvements effectués sur des spécimens de diverses contrées d'Afrique rapportés au même échantillonnage-test et aussi à celle qui exprime la plasticité maximale (valeur de *t* pour les diaspores d'El Fasher comparées à celles de la même lignée en culture).

1. En raison du faible intervalle séparant les valeurs de *t* pour les subules latérales de [8] comparé à [13], de [8] comparé à [9], on peut considérer que dans la station d'Angola, la longueur réduite de ces organes de l'arête est encore imputable à la plasticité écologique.
2. Évaluation de la plasticité maximale : nous avons déjà exposé le principe de cette méthode dans un précédent travail [7].

TABLEAU 3. — TEST D'HOMOGÉNÉITÉ $t = \frac{m1\text{-}m2}{Sd}$ DE LA LONGUEUR DES SUBULES D'ARÊTE D'*Aristida rhiniochloa*
SPÉCIMENS DE LA LIGNÉE DE L'ENNEDI COMPARÉS A L'ÉCHANTILLON D'EL FASHER

| RÉFÉRENCES DU MATÉRIEL COMPARÉ | SUBULE MÉDIANE | SUBULES LATÉRALES |
|---|---|---|
| El Fasher origine [8] et Matériel de l'Ennedi [1] | t = 38,8 | t = 36,2 |
| El Fasher origine [8] et $G_1$, 2ᵉ floraison [2] . . | t = 36,3 | t = 19,8 |
| El Fasher origine [8] et $G_2$, serre [3] . . . . | t = 25 | t = 38,9 |
| El Fasher origine [8] et Echantillon de l'Angola [13] . . . . . . . . . . . . . . . | t = 38,3 | t = 63,1 |
| El Fasher origine [8] et El Fasher culture [9]. | *t = 42* | *t = 58,7* |
| El Fasher origine [8] et $G_1$, 3ᵉ floraison, serre. | t = 77,3 | t = 110,6 |
| El Fasher origine [8] et $G_2$, jardin botanique [5] | t = 74,5 | t = 121,1 |

TABLEAU 4. — CRITÈRE X ± 3 Sm (mm) DE LA LONGUEUR DES SUBULES DE LA LEMME D'*Aristida rhiniochloa*
(Méthodologie fondée sur le transfert des lignées tropicales en région méditerranéenne : translation latitudinale de 3 211 km).

| STATION | SUBULE MÉDIANE | SUBULE LATÉRALE | COMMENTAIRES |
|---|---|---|---|
| El Fasher (origine) . . | 25,24 ± 1,737 | 22,46 ± 1,086 | Indications sur la plasticité écologique. |
| El Fasher (cultures) . | 17,03 ± 0,936 | 13,53 ± 0,611 | |
| Ennedi (origine) . . . | 17,74 ± 2,556 | 15,76 ± 0,689 | Faible amplitude plastique (lignée en limite d'aire tropicale). |
| Ennedi (cultures) Plante géante. Expression normale du génotype. | 16,57 ± 0,775 | 13,50 ± 1,193 | |
| Ennedi (cultures) Plante géante. Autre expression du génotype. | 7,61 ± 1,335 | 4,54 ± 0,554 | Dérive du génotype |
| Ennedi (cultures) Échantillon G2jb. | 7,28 ± 0,63 | 4,17 ± 0,33 | Génotype nouveau transmis dans la descendance. |

La signification de ces nouvelles recherches biométriques est d'autant accrue qu'on les compare (tableau 4) aux conclusions de Bidault sur le taxon *Festuca ovina* ss. var. *glauca*. Cet auteur mentionne pour la longueur de l'arête des populations naturelles et de culture, des variations de moyennes infimes ($1{,}1 \pm 0{,}20$ mm; $1{,}3 \pm 0{,}2$ mm)[1].

Expression nouvelle du génotype « longueur des subules d'arête ». Signification évolutive.

Les résultats statistiques obtenus démontrent que, pérennisé à 19 mois, un plant d'*Aristida rhiniochloa* a, à partir de panicules de 3e et 4e floraison[2] formées sur des ramifications latérales ascendantes, produit des lemmes à subules d'arête très courtes, particularité qui s'est transmise dans la descendance lors de l'unique floraison des spécimens du type *G2jb.* à comportement thérophytique. Ainsi, par modification radicale de son écologie, une pousse d'*Aristida* a libéré une expression nouvelle de son génotype.

Cet exemple concret de morphogénèse expérimentale réalise un jalon intermédiaire entre les diaspores à subules bien développées et celles d'une espèce de l'Angola — *Aristida Humbertii* (**13**) — à trois mucrons subulaires (le central de 73 µ, les latéraux de 35 à 44 µ). Chez cette espèce, le nanisme des subules pourrait suggérer un rappel de structure ancestrale en accord avec la loi biogénétique de Haeckel (ontogenèse récapitulant la phylogénèse). Allant — dans le cadre de notre étude — à l'encontre de ce postulat, nous avions — en 1964 (**3**) — formulé l'hypothèse selon laquelle l'évolution de l'arête des *Aristida* se serait effectuée dans le sens de la régression des subules latérales plutôt que dans le sens de leur progression. Nous pensons maintenant que cette interprétation est encore acceptable. En effet, à l'époque très ancienne où les graminées portaient glumes, glumelles[3] et glumellules foliarisées, il devait exister une homologie étroite entre les feuilles caulinaires et ces pièces. De plus, les unes et les autres respectaient déjà le gradient ascendant-descendant à palier que nous avons mis en évidence sur certaines herbes

1. Le coefficient de variabilité $v = 100\ \sigma/\overline{X}$ de la longueur des subules latérales d'arête calculé pour chaque échantillonnage donne les valeurs suivantes : Ennedi, origine : 20,5; 2 fl. G1s. : 31,1; 3 fl. G1s. : 48,6; G2s. : 20,1; G2jb.: 37,2; El Fasher origine : 16; cultures d'El Fasher : 21,1; Angola : 29,6; Arboretum d'Abéché : 18,1 ; Abyssinie : 22,2; Magalakwin : 21,5; Umtali : 14,7. Ces normes traduisent une variation légèrement supérieure à celle mentionnée par Bidault pour l'arête de divers sippes du *Festuca ovina* (14, 48 à 30,4).

Si l'on regroupe en un lot l'échantillonnage d'El Fasher et celui de culture de la même lignée translatée, son coefficient de variation traduit une plasticité plus élevée (valeur : 63,3). Un regroupement analogue effectué pour les échantillonnages de l'Ennedi — station mère — et de 3 Fl. G1s. donne pour le même coefficient, la valeur 585 qui reflète une autre signification (dérive du génotype).

2. La plante dessécher au bout de 19 mois d'existence, nous n'avons pas pu obtenir de graines à partir des diaspores de 4e floraison.

3. Tran Thi Tuyet Hoa et Cusset (**41**) ont montré l'homologie complète entre lemme et feuille végétative. Nous avons récemment (**6**) confirmé cette interprétation.

actuelles (**8**). Si donc le fait de posséder des mucrons au bout du corps lemmaire correspondait nécessairement à un caractère archaïque antérieur au stade à subules développées, cette particularité impliquerait aussi un nanisme limbaire concomitant des feuilles caulinaires des toutes premières graminées fossiles. Or, pour être compétitifs et survivre au milieu d'autres nombreux végétaux, il est vital que les sippes de l'ordre des graminales très probablement apparu au Crétacé, aient alors été dotés de feuilles végétatives à limbe allongé assurant l'essentiel de l'activité photosynthétique de l'individu. Nous espérons que cette interprétation pourra un jour ou l'autre être confirmée par la découverte de protofossiles graminiformes. En attendant, de très beaux exemples d'épillets de graminées actuelles exprimant un retour à l'état végétatif sont connus : *Megastachya mucronata* (**29**); citons pour les avoir examinés ceux du *Phyllostachys aurea*. Sur ces échantillons, les pièces prépérianthaires sont entièrement foliarisées (gaines et limbes nettement discernables) et rappellent une structure d'ascendance lointaine.

L'un des termes ultimes de la série orthogénétique de régression des subules correspondrait à la réduction de la glumelle inférieure au corps lemmaire à la suite de la disparition des mucrons. Aucun *Aristida* possédant cette particularité n'a encore été décrit. Son existence est toutefois du domaine des probabilités. Nous nous basons dans cette optique évolutive, sur les nombreux exemples de diaspores mutiques connues chez les graminées (**29** et **30**), sur nos expériences de culture et sur un certain nombre d'Aristides montrant la petitesse de la longueur des subules latérales[1] ou leur disparition[2]. En particulier, sur des spécimens d'*Aristida cumingiana* récoltés par QUARTIN-DILLON en Abyssinie, JACQUES-FÉLIX (**31**) a observé des glumelles inférieures à arêtes latérales très réduites et dans une récolte faite en Guinée (*J.F. 1413*), il a découvert un nombre significatif d'épillets dont l'arête est rigoureusement simple. Pour nôtre part, sur du matériel congolais, nous avons fait la même observation avec un pourcentage de lemmes rigoureusement uniaristées et sans mucrons latéraux, voisin de 99,4 %. Or, l'étude de la vascularisation de cette pièce florale montre que les cordons apicaux de xylème des faisceaux latéraux du corps lemmaire 3-nervié se raccordent au faisceau central, juste à l'endroit où il s'insinue dans l'arête, par l'intermédiaire d'une ligne de cellules méandriformes non xylémiques. Il faut souligner d'ailleurs que dans le cas des lemmes trifides, il existe au même niveau de tels ponts d'anastomose. JACQUES-FÉLIX (**31**) ayant démontré le caractère intraspécifique de la variabilité de l'arête du complexe *Aristida cumingiana*, *Aristida diminuta*, a rapporté le deuxième taxon au premier. En effet, l'étude anatomique de ces sippes lui a permis de mettre en évidence deux particularités très remarquables. La gaine externe y est

1. *Aristida abnormis*, *Ar. curtissii*, *Ar. dichotoma*, *Ar. divergens*, *Ar. floridana*, *Ar. geminiflora*, *Ar. jacquiniana*, *Ar. jorullensis*, *Ar. laxa* var. *karwinskiana*, *Ar. longespica*, *Ar. orcuttiana*, *Ar. pilosa*, *Ar. purpusiana*, *Ar. ramosissima*, *Ar. redacta*, *Ar. schiedeana*, *Ar. spuria*, *Ar. ternipes*, *Ar. utilis*.

2. *Aristida cumingiana* var. *diminuta*, *Ar. parvula*, *Stipagrostis anomala*.

incomplète (cas exceptionnel) et les cordons fibreux abaxiaux et adaxiaux de la zone internervuraire juxta-marginale se rejoignent presque, alors que, chez la plupart des Aristides, on observe à ce niveau, en position adaxiale, soit un épiderme banal et une travée de chlorenchyme non rayonnant, soit une strate de tissu bulliforme surmontant une travée de cellules incolores placée au-dessus d'un agrégat de chlorenchyme non rayonnant. Nous confirmons la valeur de tels critères spécifiques à la suite d'une étude réalisée sur du matériel en provenance d'autres stations. En mentionnant enfin, que, sur près de 200 sippes africains et australiens examinés, nous n'avons trouvé, à un degré moindre, de telles anomalies que chez le taxon pérenne *Aristida recta*, nous mettons en lumière la valeur de ces considérations de morphologie et d'anatomie comparées[1].

## CONCLUSION

L'influence de l'environnement sur l'évolution des espèces, a déjà été relatée par divers auteurs : ELIAS-1942, SIMPSON-1944, RUBTZOV[2]-1945, KRUCKEBERG (**32**), STEBBINS (**44**), BIDAULT (**1**). R. NOZERAN (**38**) s'est intéressé à la *connaissance de la morphogénèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative*. Certaines expériences lui suggèrent que les types de fonctionnement que *nous connaissons dans la morphogénèse normale du végétal n'épuisent pas les divers types possibles de fonctionnement de son patrimoine héréditaire*. Pour l'auteur, *certaines formes* issues d'un mode de *fonctionnement intégré et automaintenu* du génotype de l'individu pourraient être apparues d'une manière aléatoire, du fait de conditions particulières de culture d'espèces importées de milieux écologiques différents. Nos recherches expérimentales sur les diaspores d'*Aristida rhiniochloa* montrent le bien fondé de ces assertions, car par variation radicale des facteurs écologiques, nous avons observé une modification tangible du génotype *longueur des subules d'arête*, nouvelle expression que le végétal portait à l'état latent[3].

Nous hissant à l'échelle des concepts évolutifs, nous pensons que l'expérience réitérée itérativement avec des lemmes à subules raccourcies,

1. L'espèce sud-américaine *Aristida capillacea* dont l'analogie morphologique avec *Ar. cumingiana* est frappante — A. RICHARD in HENRARD (**24**) — possède, fait remarquable, exactement les mêmes caractéristiques anatomiques essentielles que celles mentionnées par JACQUES-FELIX pour l'espèce africaine. Seuls, quelques critères mineurs différencient ces deux sippes que nous considérons comme des paléo-endémiques et plus précisément comme des schizoendémiques (P. BOURREIL, Th. R. SODERSTROM, Y. REYRE, recherches en cours sur ce groupement qui sera fractionné en deux sous-espèces).

2. Les trois premiers auteurs sont cités par STEBBINS (**44**).

3. En effet, nous pensons que pour l'espèce envisagée, la réduction des subules d'arête est liée au fait que les diaspores ont pris naissance sur des rameaux dont les zones méristématiques initiales n'avaient jamais été conçues par le végétal (axes 4 et 3) tandis que celles des axes 2 sont figurées à l'état de bourgeons latents sur toutes les pousses. Les méristèmes des axes 3 et 4 sont donc préfigurés virtuellement ou en potentialité dans les bourgeons des axes 2.

les ferait régresser au point qu'elles ne dépasseraient pas la taille de mucrons et pourraient éventuellement disparaître comme c'est souvent le cas (glumelles mutiques).

Il serait tentant d'induire de notre expérience préliminaire et au su de l'exemple typique du taxon *Aristida Humbertii* que la régression des subules, procède d'un déterminisme strict et qu'en conséquence les graminées pérennes dérivent d'annuelles[1]. C'est le cas du sippe méditerranéen à arête normale, *Aristida adscensionis* L. subsp. *caerulescens* — remaniement proposé récemment (**14**) — qui est issu de l'espèce *Aristida adscensionis* L., annuelle pantropicale subcosmopolite. Mais, les Aristides à subules latérales réduites ou inexistantes se répartissent d'après les renseignements collationnés (**24** à **27**) en 14 pérennes et 9 annuelles. Il faut noter, de plus, qu'au sein de la tribu des *Aristideae*, les subules latérales régressent bien plus fréquemment que la médiane[2]. En conséquence, la réduction des subules peut être provoquée par des stimulations de l'environnement qui ne sont pas nécessairement les mêmes que celles de notre expérimentation. Des mutations en chaîne, échelonnées dans le temps et indépendantes des facteurs externes (chez certains Aristides), des phénomènes de polyploïdisation (autopolyploïdie ou allopolyploïdie, chez d'autres graminées) pourraient peut-être provoquer les mêmes résultats.

Ces réflexions nous incitent à proposer le concept de l'éventualité d'une dérive du génotype des souches ancestrales. Bien loin d'exclure les idées en vogue des généticiens sur l'évolution par mutation, polyploïdie, radiation adaptative, cette dérive sollicitée parfois par différentes variations itératives de l'environnement, s'extériorise sous forme de certaines orthogénèses régressives ou progressives[3] et contribue à la diversification des graminées. A l'échelle interne, les phénomènes cytologiques responsables de ces orientations phylogénétiques agissent sur la régulation du fonctionnement des méristèmes assurant[1] la croissance des subules. Dans un cas (régression inatavique), les zones méristématiques de multiplication cessent de fonctionner dès les premiers stades du développement de l'arête, dans l'autre (hypertélie), elles se divisent exagérément.

1. Le problème de l'origine des thérophytes a été abordé par Nègre (35).

2. Nous ne connaissons actuellement chez les Aristides que deux exemples de régression accentuée de la subule médiane lemmaire : *Aristida rhiniochloa* (culture 3, fl. G1s., G2jb.; *Aristida humbertii*). La réduction des subules latérales n'affecte que 6,5 % des espèces des genres *Aristida* et *Stipogrostis*.

3. La dérive génotypique des subules peut, chez *Aristida pallens* (espèce sud-américaine) évoluer dans le sens contraire de celle d'*Aristida humbertii*. Résultant d'un accroissement démesuré imputable à une orthogénèse hypertélique, la taille de l'arête de cette espèce varie de 70 a 160 mm tandis que celle du corps lemmaire prend des valeurs situées dans l'intervalle 10-20 mm. Les deux rapports suivants (R. feuille = longueur limbe/longueur gaine; R. diaspore = longueur subules/longueur corps lemmaire) appliqués aux pousses aborigènes (populations naturelles) d'*Aristida rhiniochloa* et d'*Aristida pallens* nous renseignent immédiatement sur les structures d'arête normale et aberrantes : *Aristida rhiniochloa* : R.f. ≠ 0,5-3; R.d. ≠ 2-3. *Aristida pallens*: R.f. ≠ 2 au plus; Rd. ≠ 6 (var. *genuina*) à 16 (var. *tragopogon*).

Enfin, bien loin de clôre les recherches, notre conclusion résume plutôt une introduction à un vaste problème, car nous venons d'entrouvrir une fenêtre qui s'ouvre sur l'impressionnant chantier de l'évolution.

Origine du matériel étudié.

*Aciachne pulvinata* Benth. : Andes de Bolivie et du Pérou, *A. W. Hill 503*, 1-III-1903 (K). — *Aristida cumingiana* Trin. et Rupr. var. *diminuta* (Mez) Jacq.-Fél. : endroit frais des vallées, Elizabethville, Congo, *J. Bequaert 597 L*, 23-IV-1914 (Br). — *Aristida rhiniochloa* Hoschst. : [1], Attakou kordi Ennedi, 20-IX-1964 (Herb. H. Gillet); [6], Arboretum d'Abéché, *H. Gillet*, 16-IX-1965 (Herb. O.C.L.A. Tchad); [7], in montibus pr. Pageros terr. Agov. Abyssinie, alt. 3500, *Schimper 2285*, 18-IX-1857 (MPU); [13], Angola, *Welwitsch 7360* (MPU); [8], terrain d'aviation d'El Fascher, Djebel Bolgni, Taringei rock, Soudan, *P. Bourreil* et *P. Quézel*, IX-1967 (MARS); [10], Magalakwin, N. Transvaal, *H. G. Schweickerdt 1950*, IV-1947 (B); [11], culture du Jardin botanique de Praetoria, semences provenant de Breslau, Limpopo River, *Schweickerdt 1631*, 14-III-1947; [12], Umtali, umvumvumvu, River Valley, *Fisher* et *Schweickerdt 515*, 26-1-1948.

Matériel déposé à l'herbier du laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris.

Échantillons de culture d'*Aristida rhiniochloa* à axes 1-flores ou pauciflores. Portion d'un échantillon G2jb. Diaspores à subules de longueur maximale et minimale en provenance de l'Ennedi et des cultures (G2jb.) de cette lignée.

Matériel déposé à l'herbier du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Marseille (U.E.R. de Saint-Jérôme). Pousses de culture : portion du plant G1s.; pousses G2s.; pousses G2jb.

Références bibliographiques


1. Bidault, M. — Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s. l. dans le sud-est de la France. Rev. Cytol. et Biol. vég. **31** : 229-261 (1968).
2. Bourreil, P. — Remarques taxinomiques sur le genre *Aristida* L. C. R. Ac. Sc. Paris, **257** : 213-216 (1963).
3. — Structure du limbe et évolution de la lemme au sein du deuxième groupe du genre *Aristida*. Conséquences d'ordre taxinomique. C. R. Ac. Sc. Paris **259** : 2491-2494 (1964).
4. — Sur l'écologie, la germination et la culture de quelques graminées africaines du genre *Aristida* L. Ann. Fac. Sc. Marseille **29** : 82-87 (1967).
5. — Technique de recherche du plan de vascularisation des feuilles des Aristides. Élaboration d'un phyllogramme plan-vasculaire. Amplitude de variations du mode d'alternance des faisceaux. Bull. Soc. Bot. Fr. **114**, 7-8 : 303-318 (1967).
6. — Documents sur l'orthogenèse régressive du gynécée et de la paléa des *Aristideae*. Adansonia, ser. 2, **9** (3) : 429-437 (1969).
7. — Première révision du complexe *Aristida meccana*, *Aristida mutabilis* (*Gramineae*). Taxon **18** (5) : 501-521 (1969).
8. — Le gradient de la vascularisation principale des feuilles caulinaires et de leurs homologues sur l'epillet, chez les Graminées. C. R. Ac. Sc. Paris **269** : 1629-1631 (1969).
9. — Morphologie et anatomie comparées des genres *Aristida* et *Stipagrostis*. Ecophylétisme du genre *Stipagrostis*. Phylogenèse et chronologie des Sections des Aristides. Ann. Fac. Sc. Marseille **42**, 323-382 (1969).
10. — Réflexions suscitées par la culture de graminées africaines à proximité du littoral nord-ouest méditerranéen. J.A.T.B.A. (**16**, 11-12 : 529-533 (1969) manuscrit transmis).
11. Bourreil P. et Gillet H. — Sur la présence d'un *Aristida* d'Ethiopie et d'Afrique australe dans le massif de l'Ennedi (Nord Tchad). J.A.T.B.A. **12**, 1-2-3 : 108-113 (1965).


1. Ils sont à la base de ces organes.

12. — Caractères morpho-anatomiques d'*Aristida rhiniochloa* Hochstetter d'après des spécimens de l'Ennedi (Nord-Tchad). J.A.T.B.A. **16**, 1 : 22-47 (1969).
13. Bourreil, P. et Reyre, Y. — Un nouvel Aristide de l'Angola de la Section *Streptachne*. Adansonia ser. 2, **9** (3) : 421-427 (1969).
14. Bourreil, P. et Trouin, M. — Contribution à l'étude caryologique de quelques Aristides (graminées) d'Afrique boréale. Conséquences taxonomiques. Natur. Monsp. (transmis en février 1970).
15. Contandriopoulos, J. — Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. Thèse n° 254. Impr. Louis Jean, Gap : 277-302, 324-329 (1962).
16. Cusset, G. — Remarques sur une interprétation récente de la lemme des Graminées. J.A.T.B.A. **13**, 4-5 : 232-235 (1966).
17. Dobzhansky, Th. — Genetics and the origin of species. N-Y Columbia Univers. Press : 50-308 (1959).
18. Favarger, C. — Cytotaxinomie et endémisme. C. R. Soc. Biogéogr. **357** : 23-41 (1964).
19. Gorenflot, R. — Un exemple d'introgression expérimentale. Bull. Soc. Bot. Fr. **108**, 1-2 : 1-16 (1961).
20. — Introgression naturelle intraspécifique chez *Plantago coronopus* L. Ibid. **108**, 7-8 : 294-306 (1961).
21. — Introgression, polymorphisme et taxonomie chez les Plantaginacées. Adansonia **4**, 3 : 393-417 (1964).
22. Guyenot, E. — L'hérédité. Encycl. Sc. Doin et Cie, Paris : 5-31 (1942).
23. — La variation. Ibid. : 500-527 (1950).
24. Henrard, Th. — A critical revision of the genus *Aristida*. Meded. Rijks Herb. **1** : 1, 123, 134-135, 141, 151-152, 193-194 (1926).
25. — Ibid. **2** : 269, 271, 272, 274, 304, 394-395, 446-447 (1927).
26. — Ibid. **3** : 486-487, 496-498, 503-505, 532-533, 539-540 (1928).
27. — A monograph of the genus *Aristida*. Meded. Rijks. Herb. **1** : 139-153 (1932).
28. — Ibid. **2** : 242-243, 265-266 (1932).
29. Jacques-Félix, H. — Les graminées d'Afrique tropicale : **I**, Généralités, Classification, description des genres. I.R.A.T.C.V. : 25-26, 155-164, 267-314 (1962).
30. — Les glumelles inférieures aristées de quelques graminées : Anatomie, morphologie d'après Mlle T. Tran. J.A.T.B.A. **12**, 11 : 639-642 (1965).
31. Jacques-Félix, H. et Lebrun, J.-P. — Graminées nouvelles ou peu connues d'Afrique tropicale. J.A.T.B.A. **13**, 1-2-3 : 49-54 (1966).
32. Kruckeberg, A. T. — The implications of ecology for plant systematics. Taxon **18** (1) : 92-116 (1969).
33. Lamotte, M. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie, Paris : 1-95 (1962).
34. Lamotte, M. et L'Héritier, Ph. — Lois et mécanismes de l'hérédité. Biologie générale **2**, Doin, Paris : 5-31 (1942).
35. Mettler, L. E. et Gregg, G. — Population genetics and evolution. Prentice-Hall, Inc. : 60-205 (1969).
36. Nègre, R. — Les Thérophytes. Bull. Soc. Bot. Fr., Mém. : 92-108 (1966).
37. Nozeran, R. — Contribution à l'étude de quelques structures florales. Ann. Sc. Nat. Bot. : 73-82 (1955).
38. — Intérêt de la connaissance de la morphogenèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. Rev. hort. suisse, **41**, 10 : 1-12 (1968).
39. Nozeran, R. et du Plessis, C. J. — Amélioration de la productivité, multiplication végétative et morphogenèse de l'*Hevea brasiliensis* : trois aspects d'un même problème. R.G.C.P. **46**, 7-8 : 861-867 (1969).
40. Nozeran, R., Bancilhon, L. et Neville, P. — Intervention de corrélations internes dans la morphogenèse des végétaux supérieurs. Advanc. in Morphog. (sous-presse, 1970).
41. Petit, C. et Prevost, G. — Génétique et évolution. Hermann, Paris : 300-377 (1967).
42. Quezel, P. — Flore et végétation des plateaux du Darfour Nord-occidental et du Jebel Gourgeil. Dossiers de la R.C.P. 45. C.N.R.S. : 3-15, 40-44, 48-52, 82-86 (1969).
43. Reeder, J. R. et Reeder, Ch. — Parodiella, a new genus of grasses from the High Andes. Bol. Soc. Argent. de Bot. **12** : 168-283 (1968).
44. Stebbins, G. L. — Variation and evolution in plants. N. Y., Columbia Univ. Press. : 3-561 (1957).
45. Tran, Thi-Tuyet-Hoa. — Les glumelles inférieures aristées de quelques graminées : anatomie, morphologie. Bull. Jard. Bot. Etat **35**, 3 : 220-284 (1965).

46. TRAN, Thi-Tuyet-Hoa et CUSSET, G. — La glumelle inférieure et la feuille végétative graminéenne. Comparaison morphologique. 91[e] Congrès Soc. Sav. **3**, Rennes : 141-152 (1966).

47. WINTER (de) B. — The south african *Stipeae* and *Aristideae* (Gramineae). An anatomical, cytological and taxonomic Study. Bothalia **8**, 3 : 249-250 (1965).

Laboratoire de Botanique U.E.R.
de Saint-Jérôme,
Faculté des Sciences
MARSEILLE.

Additif au graphique 1*a* placé page 506 de l'article P. BOURREIL paru dans Taxon : **18** (5) - 1969 :

Le Polygone A correspond à l'échantillonnage *a* 25.
Le Polygone B correspond à l'échantillonnage *b* 36.